

Quelques aspects du pistil et de son devenir chez quelques *Sobraliinae* (*Orchidaceae*) de Guyane

Y. VEYRET

Résumé : Caractères des différentes parties du pistil et devenir de l'ovaire dans quelques espèces de *Sobraliinae* des genres *Sobralia* H. Ruiz & Pav., *Elleanthus* Presl et *Palmorchis* Barb. Rodr. Leur intérêt systématique.

Summary : Data relative to the different parts of the pistil and growth of the ovary in some species of *Sobraliinae* of the genus *Sobralia* H. Ruiz & Pav., *Elleanthus* Presl and *Palmorchis* Barb. Rodr. Their systematical interest.

Yvonne Veyret, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Les caractères tirés du pistil sont assez peu utilisés dans la systématique des Orchidacées ; cependant ils peuvent apporter des données utiles au niveau du groupe et du genre. C'est dans ce but que nous avons examiné les caractères des différents éléments de l'ovaire, de la colonne *sensu stricto* et du fruit dans les 3 genres néo-tropicaux guyanais : *Sobralia* Ruiz & Pav., *Elleanthus* Presl et *Palmorchis* Barb. Rodr. Les espèces que nous avons étudiées sont les *S. sessilis* Lindley, *E. caravata* (Aublet) Reichb. f., *P. prospectorum* Veyret et *P. pabstii* Veyret.

STRUCTURE GÉNÉRALE DE L'OVAIRE

La caractéristique générale principale des ovaires de *Palmorchis* est leur état triloculaire alors que chez les *Sobralia* et les *Elleanthus* l'ovaire est classiquement uniloculaire.

Dans la fleur des *P. prospectorum* et *P. pabstii* les placentas sont larges et massifs ; leurs branches sont perpendiculaires, ou à peu près, à l'axe principal et les tissus primordiaux des ovules semblent se différencier sur les côtés (Pl. 1, 2, 7). Chez *P. prospectorum* les placentas se trouvent ainsi affrontés et presque entièrement soudés, ne ménageant qu'une étroite lumière entre eux (Pl. 1, 2), sauf tout-à-fait au sommet de l'ovaire où les placentas demeurent libres. Chez *P. pabstii*, par contre, la soudure paraît complète (Pl. 1, 7) ; il en est de même déjà dans le bouton floral plusieurs jours avant son épanouissement (Pl. 1, 6), alors qu'à un âge à peu près équivalent les placentas de *P. prospectorum* sont bien nettement individualisés, l'ovaire étant alors uniloculaire (Pl. 1, 1).

Date de publication : 30.06.1981.

Vers le bord des placentas ainsi soudés, entièrement ou en partie, on distingue très nettement la présence de petits faisceaux libéro-ligneux disposés en arc de cercle.

La trilocularité est un fait assez rare chez les *Orchidaceæ* ; elle est constante chez les *Apostasiæ*, fréquente chez les *Cypripediæ*, donc chez les plantes considérées comme étant des Orchidacées plus primitives. On la retrouve cependant chez certains *Phalenopsis*, genre très évolué puisqu'il se place dans la tribu des *Epidendreæ*, groupe des « Monopodiales ». Nous avons eu l'occasion de la rencontrer aussi, bien qu'elle y soit imparfaite, chez un *Dendrobium* hybride, le *D.* « *Pompadour* », *Epidendreæ* également, mais du groupe des « Sympodiales » ; dans ce dernier genre pourtant nous avons toujours constaté que l'ovaire était uniloculaire. Récemment N. HALLÉ (1977) a signalé la trilocularité chez une espèce de *Neottieæ* de la sous-tribu des *Vanillinæ*, *Clematepistephium smilacifolium* (Reichb. f.) N. Hallé ; chez *Eriaxis rigida* Reichb. f., autre espèce de la même sous-tribu examinée par N. HALLÉ, les placentas s'affrontent sans se souder, mais les zones de contact sont dépourvues d'ovules comme chez le *Clematepistephium* et les *Palmorchis* examinés.

Chez *S. sessilis* les courts et épais placentas développent les structures qui donneront les ovules à partir du sommet de leurs branches orientées vers le centre de l'ovaire (Pl. 2, 6). Il en est de même, avec quelques variations dans les détails chez *E. caravata* (Pl. 2, 15).

Chez les 4 espèces examinées les fleurs ne durent que peu de temps, si bien que les ovules n'ont guère le temps de se développer s'ils devaient le faire quelque peu. Les tissus d'où naîtront les ovules sont encore à l'état méristématique chez les *Palmorchis* et *S. sessilis* et les placentas sont un peu mieux développés chez *E. caravata* ; par contre, chez les *Neottieæ* — et les *Orchideæ* — les primordiums ovulaires sont formés et ont déjà subi un début de différenciation, parfois rudimentaire, et même dans quelques espèces, l'ovule renferme un sac embryonnaire complet. L'état des ovules de ces espèces est donc comparable à celui des *Epidendreæ* en général.

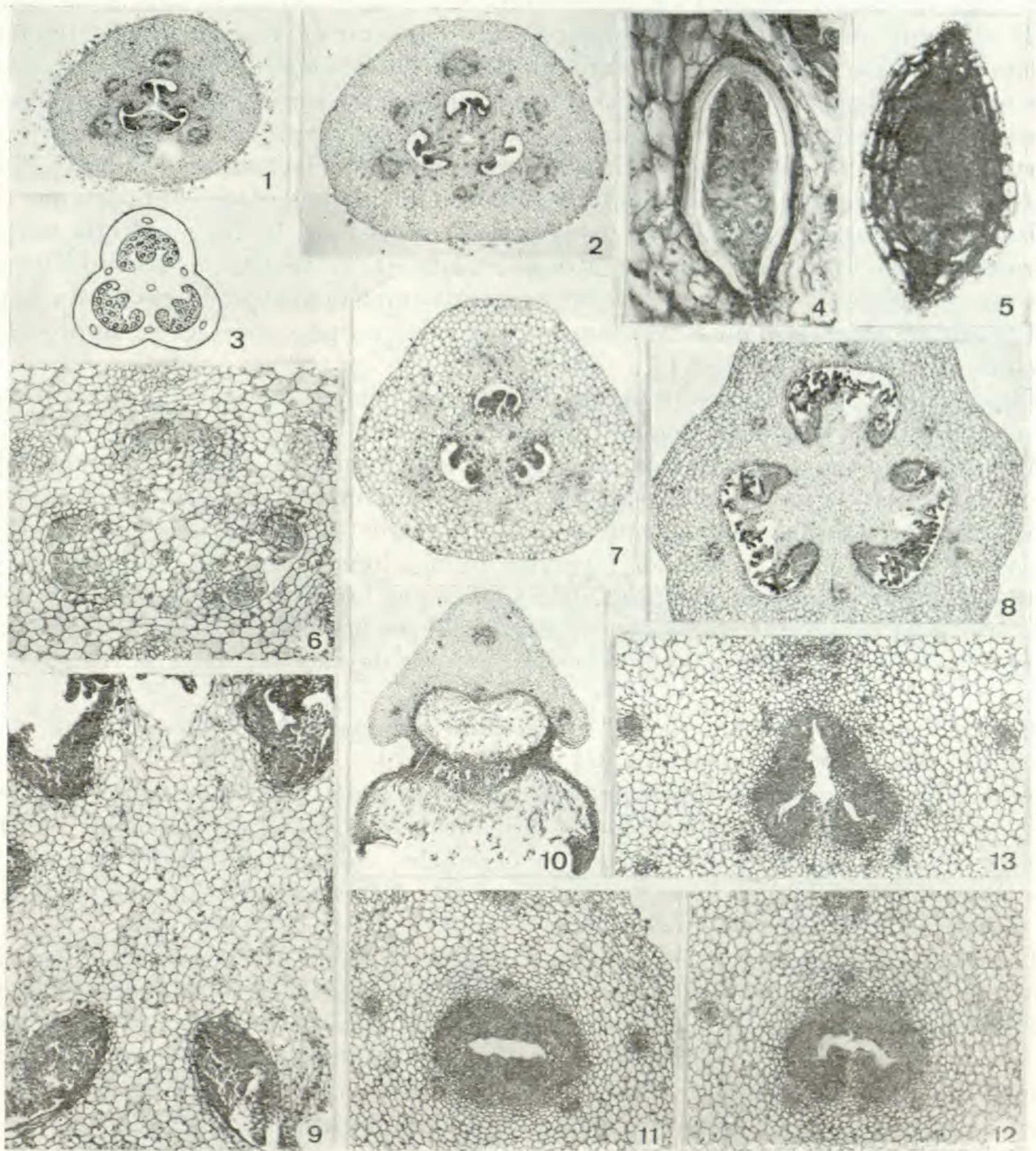
CONCRESCENCE PARTICULIÈRE DES *SOBRALIA*

Chez *S. sessilis* les pièces du périanthe sont le prolongement harmonieux, sans coupure par un « nœud » périanthaire, de leur partie soudée en ovaire infère et il n'y a pas de limite ovaire-colonne bien définie ; l'adhérence du périanthe dépasse le niveau de l'ovaire ; la base de la colonne est soudée avec les pièces encore unies du périanthe (Pl. 2, 1) et la base du labelle est adnée à la colonne formant une sorte de large éperon, bifide vers la base (Pl. 2, 2-4), qui semble plonger dans l'ovaire, mais qui, en réalité, n'arrive pas jusqu'à lui comme le révèle l'examen du fruit, par sa colonne persistante.

Ce phénomène diffère donc de celui observé chez certaines *Epidendreæ*, notamment les *Epidendrum* et les *Brassavola*, où l'éperon souvent très long est inclus dans l'ovaire ; mais il était jusqu'à présent passé inaperçu chez les *Sobralia*.

STRUCTURE DE LA COLONNE

Dans les manuels classiques comme celui de VAN TIEGHEM, il est écrit que « le style partage la structure de l'ovaire dont il est le prolongement ».



Pl. 1. — **Palmorchis prospectorum** Veyret : 1, coupe transversale de l'ovaire dans un jeune bouton floral $\times 16$; 2, coupe transversale de l'ovaire dans une fleur $\times 16$; 3, schéma d'une coupe transversale de fruit $\times 1,36$ (dessin de N. HALLÉ) ; 4, coupe longitudinale d'une graine et de son embryon dans un fruit bien développé $\times 67$; 5, graine mûre prélevée dans le fruit auquel correspond le schéma de la fig. 3, éclaircie au lactophénol $\times 50$. — **Palmorchis pabstii** Veyret : 6, détail d'une coupe transversale de l'ovaire dans un jeune bouton floral $\times 85$; 7, coupe transversale dans l'ovaire de la fleur $\times 42$; 8, coupe transversale dans un ovaire en cours de fructification $\times 16$; 9, détail de la coupe précédente $\times 42$; 10, coupe transversale de la colonne passant par la proéminence du style $\times 16$; 11, 12, coupes transversales dans la colonne au-dessous de la précédente $\times 42$; 13, coupe transversale de la colonne vers le niveau de l'insertion du périanthe $\times 42$.

Si chez *Elleanthus caravata* on confectionne des coupes depuis la base de la colonne, dans la zone du « nœud » périnthaire, jusque vers son sommet, sous la surface stigmatique, on constate que, sur le dixième environ de la base de la colonne — c'est-à-dire sur une longueur un peu inférieure à 1 mm — 3 protubérances, qui correspondent au sommet des placentas des carpelles fertiles, alternent avec 3 autres protubérances beaucoup moins importantes (Pl. 2, 14) ; un peu plus haut les prolongements placentaires fertiles s'atténuent en même temps que les structures intercalaires prennent davantage d'importance (Pl. 2, 13). Encore plus haut (Pl. 2, 12), et nous sommes alors dans la colonne libre, toutes ces structures sont sensiblement équivalentes par suite de l'atténuation des prolongements placentaires fertiles. Ensuite ceux-ci disparaissent complètement et la cavité du stigmate prend la forme générale d'un V aux branches de plus en plus écartées en approchant de la surface stigmatique (Pl. 2, 9-11).

Chez *S. sessilis* on retrouve le même phénomène général avec quelques petites variations n'altérant pas le schéma fondamental.

Par contre, chez *P. pabstii* le tissu conducteur forme un manchon subcylindrique dans la colonne qui laissera, vers sa base, la place correspondant aux placentas fertiles, sans qu'aucune trace de prolongement placentaire stérile se manifeste (Pl. 1, 11, 12). Les 3 faisceaux libéro-ligneux voisins de la cavité de la colonne occupent cependant la même situation que dans les espèces précédentes, confirmant la faible participation du carpelle stérile, qui n'est représenté que par ses faisceaux libéro-ligneux. Plus bas (Pl. 1, 13), dans la zone d'insertion des pièces florales, le faisceau qui devrait atteindre le rostellum n'est pas encore individualisé.

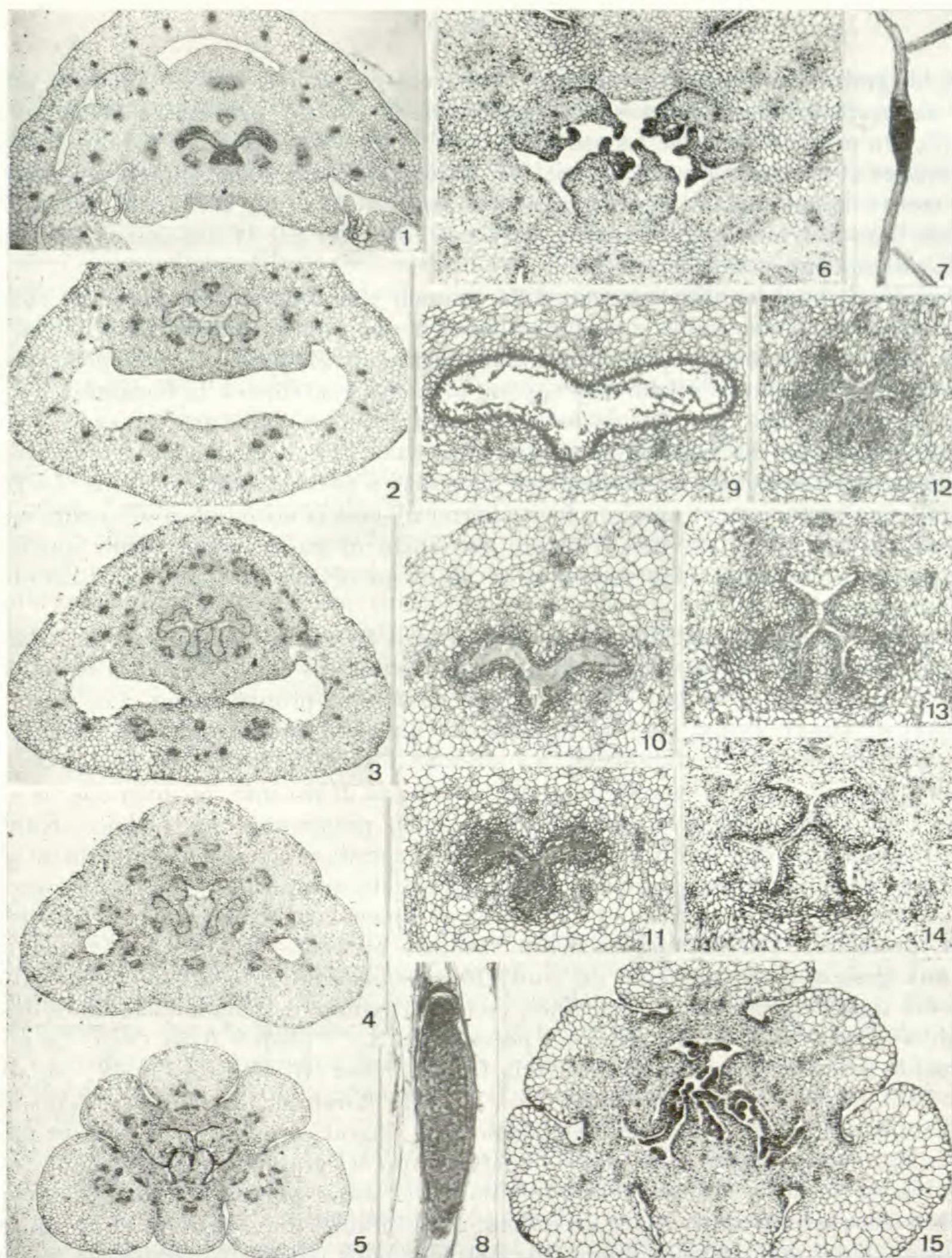
Il en résulte que les stigmates et le rostellum (stigmate médian modifié) ne sont pas irrigués par des faisceaux provenant des carpelles fertiles, mais des stériles. Il ne pouvait en être autrement puisque les 2 stigmates fertiles sont situés en avant de la colonne et que le rostellum est dorsal, la vascularisation principale se faisant normalement au travers des pièces florales opposées. Au niveau du périnthe, comme l'a montré SWAMY (1948), la distribution des faisceaux vers les nervures secondaires est très compliquée et se fait aussi entre pièces alternes.

Les 3 autres faisceaux libéro-ligneux extérieurs à ceux des stigmates, bien visibles notamment dans une coupe chez *S. sessilis*, quoique à un niveau où la colonne adhère encore partiellement au périnthe (Pl. 2, 1), sont : le médian, celui de l'étamine fertile et les latéraux, ceux des staminodes. D'après SWAMY (1948) les faisceaux latéraux proviennent, suivant les genres, de l'un ou de l'autre des 2 verticilles staminaux ou des 2 et sont alors le plus souvent soudés ; le faisceau de la staminode antérieure du verticille interne ne se différencie que très rarement.

On peut se demander si une telle structuration de la colonne ne justifierait pas, dans un diagramme floral, la signalisation schématisée, dans la représentation des carpelles stériles, des stigmates et du rostellum.

STRUCTURE DU FRUIT ET DE LA GRAINE

En ce qui concerne les genres *Sobralia* et *Elleanthus*, on sait que le fruit est une capsule typique des Orchidacées. Chez les *Sobralia* étudiés par BEER (1863), la déhiscence est sep-



Pl. 2. — **Sobralia sessilis** Lindley : 1-4, coupes transversales dans la zone de condescence colonne-périanthe jusque vers la fin de l'inclusion de l'éperon du labelle $\times 16$; 5, coupe transversale au sommet de l'ovaire $\times 16$; 6, détail d'une coupe transversale de l'ovaire d'une jeune fleur $\times 42$; 7, graine $\times 21$; 8, coupe longitudinale de l'embryon $\times 50$. — **Elleanthus caravata** (Aubl.) Reichb. f. : 9, détail d'une coupe transversale de la colonne, un peu au-dessous de la communication de sa cavité avec la surface stigmatique $\times 42$; 10 à 12, coupes transversales dans la colonne à différents niveaux $\times 42$; 13 et 14, coupes transversales de la colonne dans la zone d'insertion du périanthe $\times 42$; 15, coupe transversale dans l'ovaire d'une jeune fleur $\times 42$.

tifrage, les graines sont légères, réticulées, relativement grandes et leur tégument est orné de protubérances coniques. Les graines de *S. sessilis* présentent le même aspect (Pl. 2, 7). On peut préciser que les protubérances coniques se situent au niveau des cloisons transversales et résultent du relèvement des extrémités des cellules. Quant aux *Elleanthus*, on ne trouve apparemment rien dans la littérature à ce sujet. L'examen des spécimens conservés dans l'herbier de Paris nous a permis de constater que la déhiscence des capsules, chez *E. dussii* Cogn., était septifrage.

Chez les *Palmorchis* il en est tout différemment : la cohésion des carpelles stériles et fertiles, combinée à une faible vascularisation et à une bonne épaisseur des parois, le fait que les placentas se développent considérablement, envahissant complètement les loges de l'ovaire où les graines s'y trouvent noyées, tout cela contribue à la formation d'un fruit charnu, tout au moins chez *P. prospectorum* pour lequel nous avons pu avoir des fruits apparemment arrivés au terme de leur développement (Pl. 1, 3). On peut remarquer que la lumière respectée lors de la soudure des placentas a persisté dans les fruits. Le fruit de *P. pabstii* sera certainement aussi un fruit charnu d'après la structure d'un ovaire en cours de développement (Pl. 1, 8) mais il n'aura certainement pas la même forme que celui de *P. prospectorum*, de légères dépressions se creusant au niveau des faisceaux libéro-ligneux de chaque carpelle.

BARBOSA RODRIGUES (1876) a écrit qu'au Brésil on nomme vulgairement « *Baunilha-sina* », c'est-à-dire petite vanille, les fruits de *P. pubescens* Barb. Rodr., à cause de leur ressemblance avec ceux de la Vanille, celle du commerce probablement. Les fruits de *P. prospectorum*, quant à eux, sont blanchâtres et finement tachés de brun, plutôt trapus et à section trilobée (Pl. 1, 3), chacun des lobes réunissant la moitié des placentas voisins avec leurs graines. Chez la Vanille la gousse n'est pas déhiscente, ou bien elle ne s'ouvre que par 1 ou 2 fentes. Chez les Orchidacées à baie, notamment les *Galeola*, KERCHOVE DE DENTERGHEM dit que le fruit « laisse échapper ses graines par sa putréfaction ou s'ouvre d'une façon incomplète par 2 ou 3 valves partant du sommet ». Chez *P. prospectorum*, des fruits âgés de 5 mois environ et ayant apparemment atteint le terme de leur développement, présentent souvent des taches de nécrose profonde, ce qui permet sans aucun doute aux graines de se détacher du fruit. *P. prospectorum*, aux inflorescences situées à la base des tiges dégarnies de leurs feuilles, croît à proximité des cours d'eau, dans des lieux inondables et peut-être est-il parfois en permanence les « pieds » dans l'eau. Ce pourrait être ainsi le cas pour la petite station de la Crique Pinot (Rivière La Comté) où, au mois d'avril 1979, c'est-à-dire 2 à 3 mois environ après la floraison, les eaux recouvraient déjà légèrement le sol, le maximum des précipitations se situant en mai-juin. Il est fort probable qu'après la décrue la station soit encore inondée et que les graines tomberont dans des eaux stagnantes ou seront peu à peu remontées dans des zones plus sèches au gré des marées dont l'influence se fait encore sentir en ce lieu. Si ces graines doivent vivre un certain temps dans l'eau, elles sont particulièrement bien armées pour résister à l'action de microorganismes nuisibles. Leur structure est en effet particulière. Chez les Orchidacées en général seule la couche de cellules externe du tégument externe persiste, formant un réticule dans lequel l'embryon est souvent fort à l'aise ; mais dans certaines *Neottia* le tégument interne peut persister, ou en partie seulement, ou après avoir subi certaines modifications. Chez *P. prospectorum*, la graine, fortement brunâtre, dissimule l'embryon ; celui-ci n'est visible qu'après éclaircissement au lactophénol (Pl. 1, 5). Dans une coupe transversale d'un ovaire

pas encore arrivé à maturité complète, les détails de la structure de la graine et de l'embryon sont parfaitement visibles (Pl. 1, 4) : le tégument externe est constitué d'une seule couche de cellules allongées et s'applique étroitement contre le tégument interne ; à maturité, ces cellules sont plus grandes et vidées de leur contenu. Le tégument interne s'est fortement modifié puisqu'il n'est plus représenté que par une épaisse cuticule ; cependant les cellules voisines du micropyle ont persisté et forment un opercule fermant l'accès à l'embryon, ce qui complète ses dispositifs de protection. Cette formation d'origine micropylaire n'avait jamais été signalée chez les Orchidacées. On ne la connaissait que dans quelques autres familles comme les Droséracées et les Aracées.

L'embryon de *P. prospectorum* présente la constitution classique de celle de la plupart des *Neottieæ*, car il est dépourvu de suspenseur et provient de la totalité de l'oosphère. Comme chez les Orchidacées en général, la partie apicale est constituée de petites cellules qui devraient devenir — ou le sont déjà — le méristème apical de la tige. Les blastomères des zones moyenne et basale sont d'énormes cellules riches en matière de réserve. Morphologiquement, l'embryon est indifférencié.

Chez les *Elleanthus* il ne semble pas que des observations embryologiques aient été faites ; mais chez *Sobralia macrantha* Lindley, TREUB a montré que l'extrémité apicale de l'embryon était développée en cotylédon et qu'il était muni d'un suspenseur. Chez *S. sessilis*, dans un fruit encore vert mais dont les graines sont apparemment mûres, il en est de même (Pl. 2, 8) mais les embryons ne portent plus que les restes du suspenseur et le cotylédon est un peu moins bien développé. La différence de taille entre les cellules apicales, celles des zones moyenne et basale de l'embryon est loin d'avoir la netteté de celle observée chez *Palmorchis* et les espèces d'Orchidacées acotylées en général.

CONCLUSIONS

On sait que la tribu des *Neottieæ* constitue, parmi les Orchidacées, un groupe hétérogène. Dans la sous-tribu des *Sobraliinae* le genre *Palmorchis* se singularise à la fois végétativement, par son habitat et par ses caractères floraux et embryologiques. Pour tous les systématiciens des Orchidacées, le pollen est le critère essentiel à la base des grands groupes ; l'évolution phylogénique de la famille passe du grain de pollen isolé à son association en tétrades puis en massules et enfin en pollinies de compacité et de dureté croissantes.

Dans la nature on hésite souvent à distinguer, à l'état stérile, un *Sobralia* d'un *Elleanthus* si on ne les connaît pour les avoir déjà vus en fleurs ; pour les *Palmorchis*, par contre, il n'y a pas d'hésitation possible : les feuilles sont plus « ramassées » et n'ont pas la rigidité de celle des *Sobralia* et des *Elleanthus* épiphytes. En ce qui concerne les caractères des fleurs et des fruits, les *Palmorchis* possèdent aussi un stigmate creux, plus ou moins proéminent, qui paraît bien caractéristique du genre ; leur colonne est soudée avec le labelle vers la base et sur une longueur plus ou moins importante suivant les espèces ; l'ovaire triloculaire, le fruit qui est une baie, la graine compacte, l'embryon « primitif », distinguent bien ce genre des *Elleanthus* et des *Sobralia*.

Par ces caractères du fruit et de la graine, les *Palmorchis* paraîtraient se rapprocher de certaines *Vanillinæ* connues pour leur fruit charnu, comme la Vanille, mais dont l'ovaire

est uniloculaire, de quelques *Galeola* dont le fruit est manifestement une baie d'après l'examen des spécimens de l'herbier de Paris, du *Clematepistephium* à ovaire triloculaire mais très nettement 6-côtelé et dont on ne connaît malheureusement pas le mode de déhiscence, de l'*Eriaxis* qui, bien que possédant un ovaire construit pour que la soudure des placentas puisse se faire, reste uniloculaire et dont le fruit, avec ses 6 carpelles bien individualisés, est déhiscent, la graine non réticulée mais ailée, serrant de près l'embryon, comme on en voit avec des morphologies particulières chez les *Clematepistephium*, *Galeola lindleyana* (Blume) Reichb. f. (= *Cyrtosia lindleyana*), *G. altissima* (Blume) Reichb. f. (= *Hæmatorchis altissima*), *Epistephium parviflorum* Blume ; chez la Vanille aussi, la graine, bien connue pour son tégument court et scléreux, diffère du type classique.

SWAMY (1949) a brièvement évoqué les tendances embryologiques dans la famille des Orchidacées : l'ovaire triloculaire devient graduellement uniloculaire ; l'absence de suspenseur ou celle d'un suspenseur très rudimentaire est un caractère primitif ; la graine transparente, réticulée est un caractère évolué. On peut y ajouter vraisemblablement l'absence de développement des ovules avant la pollinisation. Ainsi les *Palmorchis* paraîtraient-ils les plus primitifs dans les *Sobraliinae* ; leurs pollinies sont cependant granuleuses ou subcéracées. Chez les *Sobralia* les pollinies sont pulvérulentes-granuleuses, quelquefois céracées ; elles sont céracées chez les *Elleanthus*. Ce caractère des pollinies des *Sobraliinae* a été la raison majeure pour laquelle DRESSLER & DODSON (1960) les ont placées dans les *Epidendreae* ; ils y classent également les *Vanillinæ*.

L'hétérogénéité des *Neottieæ* a toujours rendu difficile leur classification et les systématiciens n'ont pas toujours été du même avis. L'embryologie semble pouvoir apporter des données qui, s'ajoutant aux critères morphologiques, permettraient de mieux éviter les phénomènes de convergence et de s'approcher ainsi de plus près de la vérité.

REMERCIEMENTS : Nous remercions MM. les Professeurs J.-F. LEROY, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris et J. L. GUIGNARD, Directeur du Laboratoire de Botanique de la Faculté de Pharmacie de Châtenay-Malabry, qui nous ont accueillie dans leurs services, au sein desquels nous avons pu faire notamment les préparations microscopiques et les photomicrographies.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBOSA RODRIGUES, J., 1876. — *Genera et species Orchidearum novarum* 1, 206 p.
BEER, J. G., 1863. — *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Familie der Orchideen*, 44 p., 12 pl.
COGNIAUX, A., 1893-1906. — *Orchidaceæ*, in MARTIUS : *Flora brasiliensis* 3, pars 4-6.
DRESSLER, R. L. & DODSON, C. H., 1960. — Classification and phylogeny in the *Orchidaceæ*. *Annals Missouri Bot. Gard.* 47 : 25-68.
FOLDATS, E., 1969. — *Orchidaceæ*, in LASSER : *Flora de Venezuela* 15, I, 502 p.
HALLÉ, N., 1977. — *Orchidacées*, *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 8, 565 p.
KERCHOVE DE DENTERGHEM, O., 1894. — *Le livre des Orchidées*, 601 p.
MAHESWARI, P., 1963. — *Recent advances in the embryology of Angiosperms*, 467 p.
SWAMY, B. G. L., 1948. — Vascular anatomy of Orchids flowers. *Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ.* 13 61-95.

- SWAMY, B. G. L., 1949. — Embryological studies in the Orchidaceæ, II. Embryogeny. *Amer. Midland Natur.* 41 : 202-232.
- TREUB, M., 1879. — Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées. *Natur. Verh. Koninkl. Akad. Amsterdam* 19 : 1-50, *tab. 1-8.*
- VAN TIEGHEM, Ph., 1891. — *Traité de Botanique* 1, 1031 p.
- VEYRET, Y., 1969. — La structure des semences des Orchidaceæ et leur aptitude à la germination in vitro en cultures pures. *Trav. Labo. « La Jaysinia » (Mus. natn. Hist. nat., Paris)* 3 : 89-98, *tab. 3 et 4.*

Alors que cette note était déjà sous presse, nous avons eu connaissance du travail de DRESSLER (1979), « The subfamilies of the Orchidaceæ », *Selbyana* 5 : 197-206, qui crée une nouvelle sous-tribu, celle des *Palmorchidinæ*, pour les genres *Palmorchis*, américain, et *Diceratostele*, africain.